

# Adaptive Haarstrukturen bei Wasserspitzmäusen (Insectivora, Soricinae)

VON R. HUTTERER und T. HÜRTER

Eingang des Ms. 21. 2. 1980

## Abstract

*On adaptive hair structures in water shrews (Insectivora, Soricinae)*

Studied the fine structure of different hair types in most of the world's water shrew species (genera *Sorex*, *Neomys*, *Chimarrogale* and *Nectogale*) by light and scanning electron microscopy. *Nectogale elegans*, the most specialized water shrew, shows the most complex structures in the H-shaped profile of the awn hairs. The number of ridges in a hair groove increases and differs significantly in hair samples of *Neomys*, *Chimarrogale* and *Nectogale*. The H-shaped profile – present as well in terrestrial members of the Soricinae – is modified in water shrews, those modifications probably being an adaptation to aquatic life. The bristles of hands and feet were also studied. There exist considerable differences in the structure of the bristles between *Chimarrogale himalayica* and *C. platycephala*, and also between the other species dealt with.

## Einleitung

Die Spitzmäuse (Fam. Soricidae) haben seit ihrer beginnenden Radiation im Miozän (REPENNING 1967) zahlreiche Lebensformtypen hervorgebracht. Die ungefähr 21 rezenten Gattungen enthalten zumeist bodenlebende, wenig spezialisierte Arten; andere (*Anourosorex*, *Myosorex*, *Paracrocridura*, *Solisorex*) sind an das Graben im Erdreich angepaßt; 3 Gattungen (*Neomys*, *Chimarrogale*, *Nectogale*) enthalten ausschließlich wasserlebende Arten, 2 andere (*Soriculus*, *Sylvisorex*) zum Teil kletternde Formen. Die holarktische Gattung *Sorex* ist in der Paläarktis nur mit terrestrischen Arten vertreten, in der Nearktis aber, wo *Neomys*, *Chimarrogale* und *Nectogale* fehlen, auch mit 2 aquatilen Arten, *Sorex palustris* und *S. bendirii*. In der Gattung *Sorex* haben sich damit nearktische Formen entwickelt, die in Phänotyp und Lebensweise der paläarktischen *Neomys* entsprechen.

Die hier in ihrer Gesamtheit als „Wasserspitzmäuse“ bezeichneten Formen stellen mit etwa 9 bis 12 Arten nur 5% des Artenbestandes der Soricidae dar; bemerkenswerterweise fallen sie alle in die Unterfamilie Soricinae, worauf kürzlich VOGEL und BESANÇON (1979) hinwiesen. Es ist seit langem bekannt, daß diese Formen als Anpassung an ihre aquatile Lebensweise besondere morphologische Strukturen besitzen: Schwimmborsten an den Vorder- und Hinterfüßen, Borstenkiele am Schwanz, und Schwimmhäute (nur *Nectogale*). Diese Strukturen verbessern den Vortrieb (Schwimmborsten und -häute) oder dienen der Steuerung und Lagestabilisierung (Schwanzkiel). APPELT (1973) entdeckte im Körperhaar von *Neomys fodiens* eine weitere Struktur, die möglicherweise erklärt, weshalb Wasserspitzmäuse beim Schwimmen und Tauchen (Abb. 1) nicht naß werden. Die Haarspitzensegmente von *Neomys fodiens* weisen beiderseits eine Längsrinne auf, die dem Haarquerschnitt ein H-Profil gibt. Auf den Innenkanten der Rinnen sind beim quer geschnittenen Haar feine Vorsprünge sichtbar, die von APPELT (1973) als „Innenzahnung“ bezeichnet wurden; dieser Autor äußerte zugleich die Vermutung, daß diese Strukturen eine Funktion bei der auffälligen Retention von Luftbläschen haben. Elektronenoptische Untersuchungen durch VOGEL und KÖPCHEN (1978) haben anschließend ergeben, daß die Rinnen von Schräg-

leisten durchzogen werden, die im Querschnitt als „Zähnen“ in Erscheinung treten. Nach ihren Befunden tritt das H-Profil nur in den Grannenhaaren auf, dort aber bei allen untersuchten Arten der Unterfamilie Soricinae, während es bei den untersuchten Vertretern der Crocidurinae ausnahmslos fehlt. Das H-Profil ist demnach nicht auf die aquatilen Formen beschränkt, sondern ist in einfacher Ausprägung auch bei bodenlebenden Arten vorhanden. Die Vermutung liegt also nahe, das H-Profil sei als Präadaptation bei den Vorfahren der rezenten Soricinae schon vorhanden gewesen und habe dann später in einigen Gattungen adaptive Veränderungen erfahren. Diese Frage wollen wir in dieser Arbeit untersuchen.

Doch zunächst ein kurzer Überblick über die Verbreitung und Lebensweise der Wasserspitzmäuse der Welt:

*Sorex palustris* Richardson, 1828

*Verbreitung:* Westen und Nordosten der USA und Kanada nordwärts bis Alaska (HALL und KELSON 1959; BANFIELD 1974). *Lebensweise:* Die Amerikanische Wasserspitzmaus lebt an kalten, schnellfließenden Bächen; ihre Nahrung besteht zu 50% aus Wasserinsekten, auch kleine Fische werden gefressen (CONAWAY 1952; SORENSON 1962).

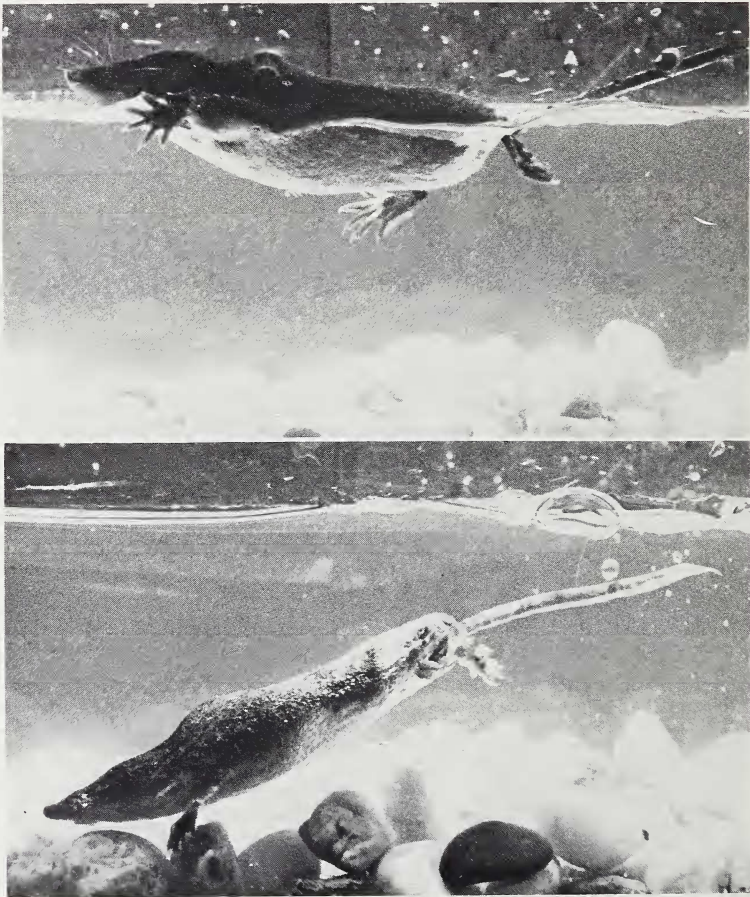


Abb. 1. Schwimmen und Tauchen einer *Neomys fodiens* im Aquarium. Im Fell bleibt ein „Luftkissen“ zurück

*Sorex bendirii* (Merriam, 1884)

**Verbreitung:** Westküste der USA (Washington, Oregon, Kalifornien) und Britisch Kolumbien, Kanada (HALL und KELSON 1959). **Lebensweise:** Die Art lebt in Sümpfen und Marschgebieten (INGLES 1965), ihre Nahrung besteht aus Bodenarthropoden und Wasserinsekten (PATTIE 1969, 1973).

*Neomys fodiens* (Pennant, 1771)

**Verbreitung:** Europa und nördliche Paläarktis (CORBET, 1978). **Lebensweise:** Die Europäische Wasserspitzmaus lebt überall an Teichen und Bächen. Sie ernährt sich von Wasserinsekten, Schnecken und Fischen (NIETHAMMER 1977, 1978; KRAFT und PLEYER 1978).

*Neomys anomalus* Cabrera, 1907

**Verbreitung:** Zentrales und südliches Europa, nach Osten bis zum Kaukasus und Fluß Don (CORBET 1978). **Lebensweise:** Wie vorige Art an Wasser gebunden, der Anteil von Landinsekten in der Ernährung ist etwas größer als bei *N. fodiens* (NIETHAMMER 1978).

*Neomys schelkownikovi* Satunin, 1913

**Verbreitung:** Armenien und Georgien (CORBET 1978). Der systematische Status dieser Form ist unsicher.

*Chimarroale*<sup>1</sup> Anderson, 1877

**Verbreitung und Systematik:** Die Gattung *Chimarroale* ist von Kashmir bis Japan und Sumatra, Borneo und Taiwan verbreitet (JONES und MUMFORD 1971). Die in dieser Gattung enthaltene Zahl von Arten ist nicht sicher bekannt. HARRISON (1958) unterscheidet 8 Arten, JONES und MUMFORD (1971) unterscheiden 2 Arten, *C. himalayica* und *C. styani*, sie gehen jedoch nicht näher auf die Formen in Malaya, Sumatra und Borneo ein. Auf jeden Fall fassen sie die Formen des Himalaya, Fukiens und Japans zu einer Art, *C. himalayica*, zusammen und folgen damit ELLERMAN und MORRISON-SCOTT (1966), ein Standpunkt, der auch von CORBET (1978) vertreten wird. Wir betrachten aufgrund eigener Untersuchungen mit HARRISON (1958) die japanische Wasserspitzmaus als eigene Art, *C. platycephala*. **Lebensweise:** Lebt an strömenden Gewässern, sonst wenig bekannt. Über die Ernährung der japanischen Wasserspitzmaus berichtet FUJIWARA (1959, wörtliche Übersetzung aus dem Japanischen): „Sie fressen Larven von Eintagsfliegen und Libellen. Sie fressen geschickt Flußkrebse, ohne von ihnen mit der Schere verletzt zu werden. Sie bringen sie auf große Steine und teilen den Kopf-Brustteil vom Bauchteil und fressen nur die Innereien. Für Züchtische sind sie fürchterliche Feinde, sie beißen Fische an, die mehrfach größer sind als sie selbst, oder sie fressen die Augen heraus und verletzen viele Fische“.

*Nectogale* Milne-Edwards, 1870

**Verbreitung und Systematik:** Die Gattung enthält nur eine Art, *Nectogale elegans*, mit einer Unterart, *sikhimensis*. Sie lebt am Süd- und Ostrand des Himalaya von Nepal (MITCHELL 1977), Sikkim, Bhutan, Burma, Tibet bis Szechwan, Shensi und Yunnan in China (ELLERMAN und MORRISON-SCOTT 1966). **Lebensweise:** Die Tibetische Wasserspitzmaus lebt in den Gebirgsströmen des Himalaya (TATE 1947), sonst wenig Informationen, da die Art sehr selten ist. Ernährung unbekannt, Fischnahrung wird vermutet (z. B. VAUGHAN 1978:87, „feeds primarily on fish“).

## Material und Methoden

Wir untersuchten Bälge und Alkoholstücke folgender Arten: *Sorex araneus* (terrestrische Vergleichsart, ZFMK), *S. bendirii* (1 CDP, 1 AMNH), *S. palustris* (1 NMW, 1 ZFMK), *Neomys fodiens*, *N. anomalus* (ca. 100 ZFMK), *Chimarroale platycephala* (1 ZFMK), *C. himalayica* (3 ZFMK), *Nectogale elegans sikhimensis* (1 AMNH); das Material entnahmen wir den Sammlungen American Museum of Natural History (= AMNH), New York, Collection Donald Pattie, Toronto (= CDP), Naturhistorisches Museum Wien (= NMW) und Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (= ZFMK). R. HUTTERER sah Serien von *Chimarroale* und *Nectogale* im British Museum (Natural Histo-

<sup>1</sup> Die Schreibweise des Gattungsnamens folgt ANDERSON (1877:262); in den Listen von ELLERMAN und MORRISON-SCOTT (1966:87) und CORBET (1978:31) wird diese Gattung durchgehend falsch geschrieben.



ry), London. Für mikroskopische Untersuchungen entnahmen wir mit einer Pinzette kleine Haarproben aus dem Rückenfell und in einigen Fällen von der Fuß- und Schwanzbeborstung. Die Proben wurden in einem Isopropanol-Äther-Gemisch (1:50) gewaschen, getrocknet und in Styrol-Methacrylat eingebettet. Herstellung und Polymerisation des Einbettungsgemisches erfolgte gemäß den Vorschlägen von STOCKEM und KOMNICK (1970). Nach zweimonatiger Lagerung wurden die Haare am Reichert Om U 3 in 1  $\mu\text{m}$  dicke Schnitte zerlegt, sofort auf Objektträger übertragen, sodann in einer xyloldampf-gesättigten Atmosphäre bei 60°C gestreckt und in Eukitt eingedeckt. Ihre Dokumentation erfolgte am Leitz Dialux-Mikroskop mit Ilford Pan F 17 Film. Die rasterelektronenmikroskopische Analyse wurde an Haaren durchgeführt, die in der beschriebenen Weise eingebettet und geschnitten worden waren. Nach dem Herauslösen des Einbettungsgemisches wurden sie auf Objektische übertragen und in einer Leitz Sputteranlage 214 mit Gold bedampft. Die Betrachtung erfolgte mit Hilfe eines Stereoscans Mark 2 A (Fa. Cambridge). Die Arten *Sorex araneus*, *Neomys fodiens* und *N. anomalus* wurden lebend gehalten und beim Schwimmen beobachtet.

## Ergebnisse

### Körperfärbung und Haarkleid

Die Wasserspitzmäuse weisen in der Mehrheit eine dunkle Rückenfärbung und eine helle Bauchfärbung auf, es gibt Ausnahmen. *Neomys* ist unterseits grauweiß, *Chimarrocale* und *Nectogale* verwaschen grau gefärbt. *Sorex bendirii* ist rundum dunkelbraun, nur eine von 3 Unterarten, *S. b. albiventer*, hat einen weißen Bauch. *Sorex palustris* ist unterseits weißgrau gefärbt, schwarzbäuchige Individuen kommen vor.

In Übereinstimmung mit VOGEL und KÖPCHEN (1978) unterscheiden wir 3 verschiedene Haartypen im Fell der Spitzmäuse: Leithaare, Grannenhaare und Wollhaare. Die Leithaare weisen keine Knicke auf und ragen weit aus dem Fell heraus. Bei den Wasserspitzmäusen sind sie meist arm an dunklem Pigment, weshalb sie sich deutlich gegen das dunkle Rückenfell abheben. Am auffälligsten sind sie bei *Chimarrocale* (Abb. 2) und *Nectogale* ausgebildet.

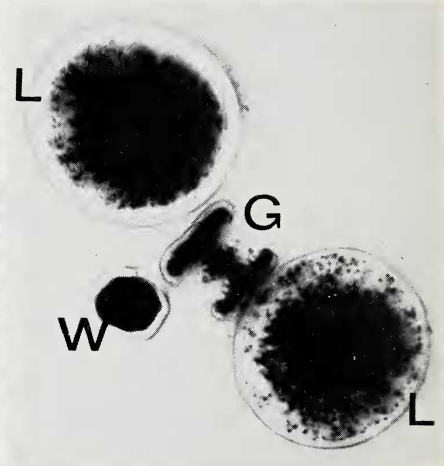


Abb. 2. Ausschnitt aus dem Rückenfell von *Chimarrocale himalayica* (Balg ZFMK 50 200, Fukien, China). Die langen Leithaare weisen mit ihrer Spitze nach hinten (im Bild unten). – Abb. 3. Querschnitte durch zwei Leithaare (L), ein Grannenhaar (G) und ein Wollhaar (W) von *Neomys fodiens*. (Vergr. 1000-fach)

Am Rumpfe sind sie besonders lang und zahlreich; ihre Präsenz im Rückenfell ist variabel und scheint nach den Bälgen im British Museum mit dem Haarwechsel in Beziehung zu stehen. Am Rumpfe sind sie jedoch immer vorhanden. Die Spitzen der Leithaare weisen gleichmäßig nach hinten. Im Querschnitt (Abb. 3) sind Leithaare rund und verhältnismäßig dick.

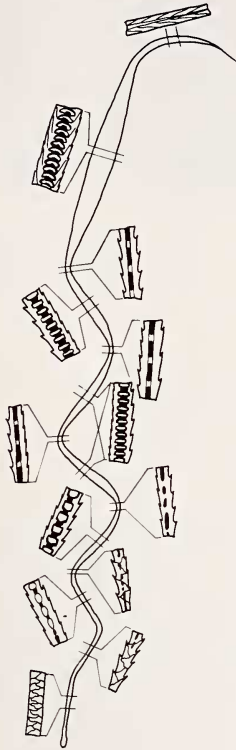


Abb. 4. Schematische Darstellung lichtmikroskopisch sichtbarer Feinstrukturen entlang eines Grannenhaares. (Basiert auf *Chimarrogale platycephala*, ZFMK 58251, Hiroshima, Japan). An der Haarbasis sind die Cuticula-Schuppen, sonst die im Durchlicht erkennbaren Strukturen, dargestellt. (Umgezeichnet nach einem Entwurf von H. APPELT)

Die Grannenhaare sind gewellt; sie weisen bis zu 6 Knickstellen auf und enden in einer Granne, die 20–25% der Haarlänge ausmacht. Die Granne endet in einer fein ausgezogenen Spitze, die entweder gerade ausläuft oder leicht gebogen ist. Die Grannenfasern sind alle kaudal ausgerichtet, sie bilden den äußeren Abschluß des Fells. Das lichtmikroskopische Bild eines Grannenhaares ist sehr vielgestaltig. Vom Haarschaft bis zur Haarspitze ändert sich sowohl die Form der Deckschuppen als auch die Größe und Häufigkeit der lufthaltigen Markzellen. Abb. 4 zeigt das exemplarisch für ein Grannenhaar von *Chimarrogale platycephala*. Die breite Grannenfahne weist bei lichtmikroskopischer Betrachtung eine Schrägstreifung auf (vgl. VOGEL und KÖPCHEN 1978, und Abb. 4), der im REM-Bild feine Schrägleisten, die die U-förmigen Vertiefungen beiderseits des Haares auskleiden (Abb. 5), entsprechen. Auf dem Querschnitt (Abb. 6) erscheinen sie als feine Vorsprünge, die wir im folgenden als „Zähnnchen“ bezeichnen.

Die Wollhaare besitzen weder eine Granne noch Rinnen. Sie sind wie die Grannenhaare gewellt; es fehlt jedoch ein verlängertes Spitzensegment. Im Querschnitt (Abb. 3) sind die Wollhaare rund, oval oder vieleckig. Sie werden im Folgenden nicht weiter betrachtet.

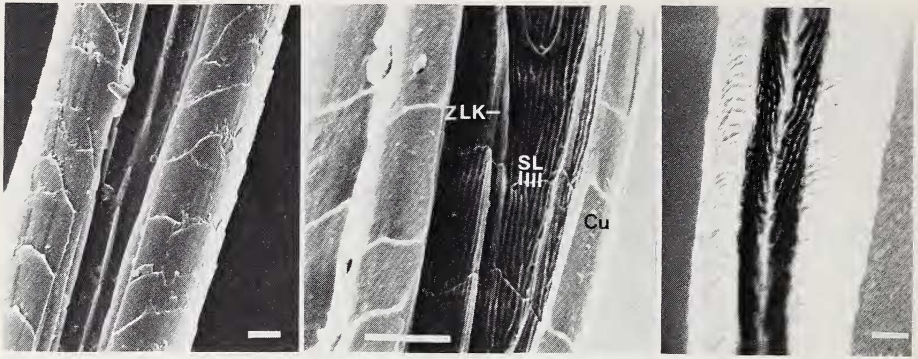


Abb. 5. Detailaufnahmen von Grannen mit Blick in eine Längsrinne, sichtbar sind der zentrale Längskamm (ZLK) und die Schrägleisten (SL), die äußere Cuticula (Cu) ist weitgehend glatt. Links: *Sorex bendirii*; Mitte: *Chimarrogale himalayica*; rechts: *Nectogale elegans*. (Balkenlänge 5  $\mu\text{m}$ )

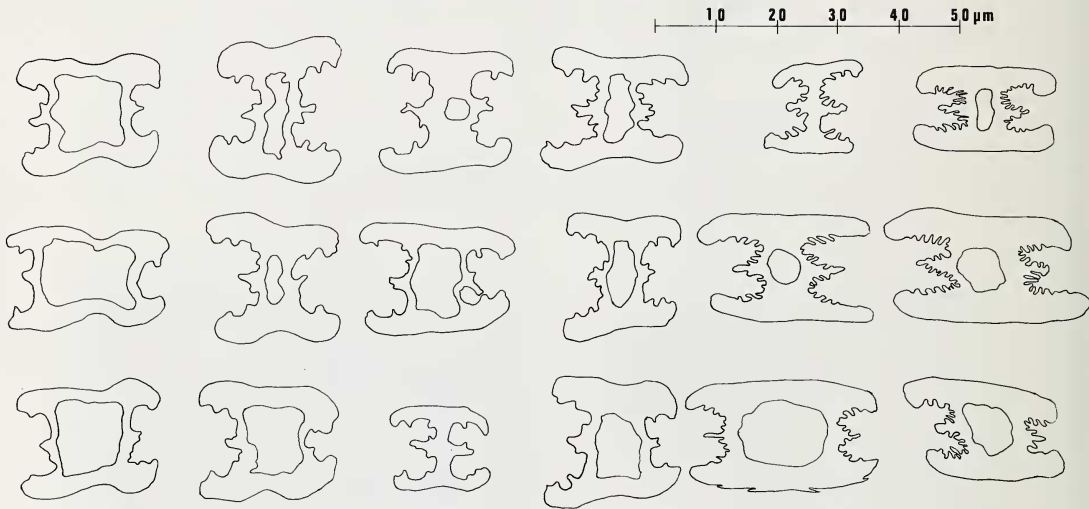


Abb. 6. Je drei Querschnitte durch die Grannenregion verschiedener Arten, gezeichnet nach lichtmikroskopischen Aufnahmen. Dargestellt sind der zentrale, luftgefüllte Markkranz und die Umriss der Haare. Von links nach rechts: *Sorex araneus*, *S. bendirii*, *S. palustris*, *Neomys fodiens*, *Chimarrogale platycephala*, *Nectogale elegans*

### Ausbildung der Längsrinnen in der Granne

Innerhalb der Reihe *Sorex*, *Neomys*, *Chimarrogale*, *Nectogale* wird die Rinne beiderseits der Granne immer tiefer und die Ausbildung der Schrägleisten immer komplexer. Für einen einfachen statistischen Vergleich (t-Test) verwendeten wir alle Querschnitte von Grannenhaaren, die auf beiden Seiten eine deutliche Rinnenbildung aufwiesen; damit war gewährleistet, daß die Querschnitte aus dem Mittelteil der Granne stammten und vergleichbar waren. Gezählt wurde die Anzahl der „Zähnen“ in einer Längsrinne. Die Werte für alle untersuchten Arten enthält Tabelle 1. Trotz der unterschiedlich hohen Stichprobenzahlen sind die Werte für Arten einer Gattung kaum verschieden. Für den statistischen Vergleich (Abb. 7) wurden deshalb Arten einer Gattung zusammengefaßt, d. h. *Sorex (palustris + bendirii)*, *Neomys (fodiens + anomalus)*, *Chimarrogale (himalayica + platycephala)* sowie *Nectogale*

*elegans*. Abb. 7 zeigt das Ergebnis; zwischen *Neomys*, *Chimarrogale* und *Nectogale* bestehen gesicherte Unterschiede in der Anzahl der „Zähnchen“, zwischen *Sorex* und *Neomys* sind die Unterschiede gering, obwohl *Neomys* etwas höhere Mittelwerte aufweist. *Nectogale* weist mit 21,8 die vierfache Zahl von Schrägleisten auf, die bei den aquatilen *Sorex* (5,7) gefunden wurde. Der terrestrische *Sorex araneus* weist mit 3,8 einen noch niedrigeren Wert auf.

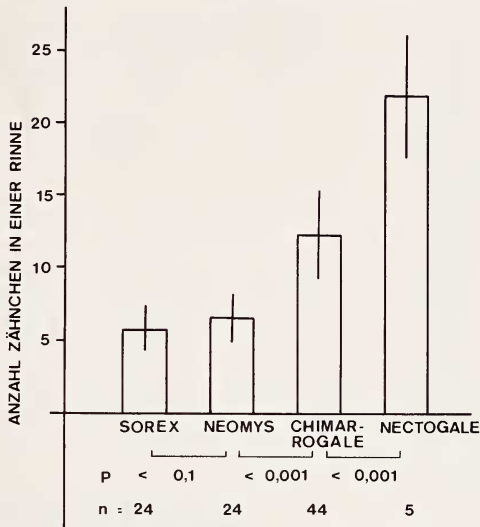


Abb. 7. Die Anzahl der Zähnchen in einer Längsrinne (vergleiche Abb. 6) bei den untersuchten Gattungen. (n = Anzahl ausgezählter Querschnitte)

Tabelle 1

### Vergleich der Zähnchenzahlen in einer Grannenhaar-Längsrinne

Anzahl der ausgezählten Querschnitte (n), Mittelwerte ( $\bar{x}$ ) und Standardabweichung (s)

Art	n	$\bar{x}$ (s)
<i>Sorex araneus</i>	5	3,8 (0,4)
<i>Sorex bendirii</i>	7	5,4 (1,7)
<i>Sorex palustris</i>	17	5,8 (1,4)
<i>Neomys fodiens</i>	22	6,5 (1,8)
<i>Neomys anomalus</i>	2	6,5 (0,7)
<i>Chimarrogale himalayica</i>	28	12,3 (3,4)
<i>Chimarrogale platycephala</i>	16	12,5 (2,4)
<i>Nectogale elegans</i>	5	21,8 (4,1)

### Hand- und Fußbehaarung

*Sorex palustris*, *Neomys*, *Chimarrogale* und *Nectogale* haben deutlich ausgebildete Borstenkämme an Vorder- und Hinterfüßen, bei *S. bendirii* fehlen sie. Die Hinterfußborsten haben etwa folgende Längen: *S. palustris* 1,6 mm, *N. fodiens* 1,5 mm, *C. platycephala* 1,2 mm und *N. elegans* 1,9 mm, ihre Länge variiert beträchtlich. Die Form der Einzelborsten ist von Art zu Art verschieden, bei *Chimarrogale* und *Nectogale* sind die Borsten am stärksten abgewandelt. Abb. 8 zeigt einige Beispiele. Die Hinterfußborsten sind bei *S. palustris* abgeflacht, verjüngen sich allmählich und laufen in einer scharfen Spitze aus (Abb. 8 A). Bei *N. fodiens* sind sie drehrund und auch die Borstenspitzen sind abgerundet (Abb. 8 B). Bei *Chimarro-*



*gale* sind die Verhältnisse überraschend: bei der Art *C. himalayica* (Abb. 8 C) sind die Hinterfußborsten noch stärker als bei *S. palustris* abgeflacht und ebenso spitz auslaufend; bei *C. platycephala* hingegen sind sie breit, sehr flach und an ihrer Spitze abgerundet (Abb. 8 D). Die Hinterfußborsten von *Nectogale* sind in der Form identisch mit denen von *C. platycephala*. MILNE-EDWARDS (1872: Tafel 39 a) bildet sie sehr schön ab, weshalb wir auf eine Darstellung verzichten können.

Die Unterschiede zwischen den beiden *Chimarrogale*-Arten sind so deutlich, daß wir HARRISON's (1958) Standpunkt teilen und *C. platycephala* als eigene Art werten.

Beim Schwimmen spreizt *Neomys* die Zehen und beim Rückstoß werden die Borstenreihen auseinandergedrückt, wobei sie weitgehend die Zwischenräume zwischen den Zehen verschließen (beobachtet an *N. fodiens* und *anomalus*, vgl. Abb. 1).

### Schwanzbehaarung

Borstenkiele entlang der Schwanzunterseite besitzen nur 2 der untersuchten Arten: *Neomys fodiens* und *Nectogale elegans*. Bei *N. fodiens* besteht der Kiel aus einer Reihe steifer, verlängerter Borsten. Bei älteren Tieren weisen die Borsten Abnutzungserscheinungen auf: die Spitze der Borste zerspließt (Abb. 9), eine Erscheinung, die bei Fußborsten nicht beobachtet wurde. Möglicherweise hat der Schwanzkiel von *N. fodiens* eher eine Stütz- als eine Steuerungsfunktion. Bei *Nectogale* bestehen kaum Zweifel an der Funktion als Steuerorgan, denn diese Art besitzt dorsal, ventral und lateral Borstenreihen, wobei sich die ventrale Reihe körperlärts in 2 Reihen aufspaltet. Abbildungen gibt MILNE-EDWARDS (1872: Tafel 39 a).

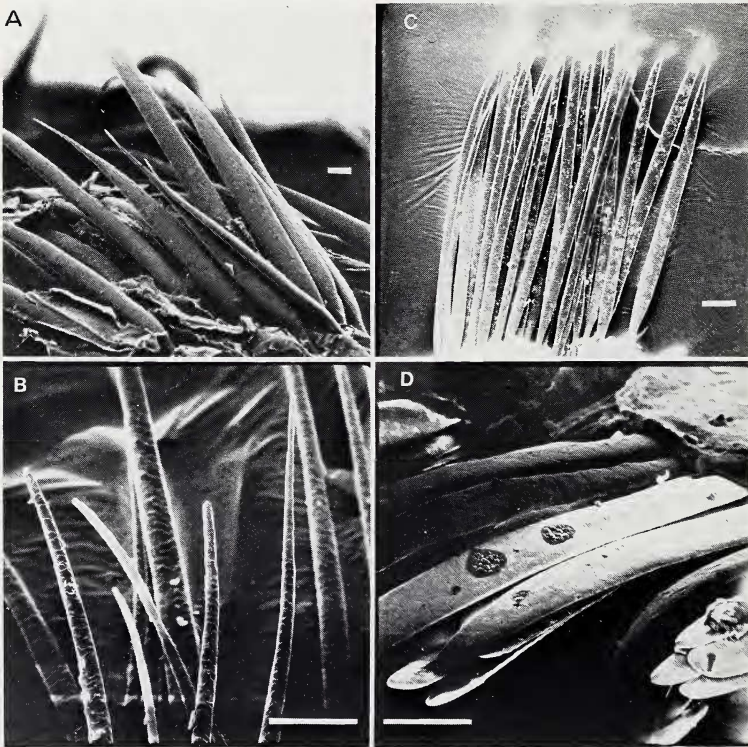


Abb. 8. Schwimmborsten (Hinterfuß) von Wasserspitzmäusen. A = *Sores palustris*; B = *Neomys fodiens*; C = *Chimarrogale himalayica*; D = *Chimarrogale platycephala*. (Balkenlänge 50  $\mu\text{m}$ )



## Weitere morphologische Anpassungen

*Nectogale* besitzt Schwimmhäute zwischen den Zehen der Vorder- und Hinterfüße und zu Saugnäpfen modifizierte Sohlenballen. Abbildungen geben MILNE-EDWARDS (1872: Tafel 39a) und HEIM DE BALSAC und BOURLIÈRE (1955: 1682). Diese Art weicht auch im Bau des Rhinariums von allen anderen Wasserspitzmäusen ab (HUTTERER 1980).

## Diskussion

Beim Schwimmen und Tauchen nehmen Wasserspitzmäuse eine Luftschicht im Haarkleid mit, die den Tieren ein silberglänzendes Aussehen verleiht. Gesunde *Neomys* werden nach eigenen Beobachtungen nicht naß, selbst wenn sie längere Zeit schwimmen und tauchen. In der Gefangenschaft kann sich der Zustand des Fells aber verändern und seine wasserabweisende Eigenschaft verlieren; unter diesem Aspekt sind die Fotos durchnässter *Neomys fodiens* zu betrachten, die KAHMANN (1955: 268) veröffentlichte. Wald- und Zwergspitzmäuse (*Sorex araneus* und *minutus*), die zum Schwimmen gezwungen werden, nassen dagegen sehr schnell durch; offenbar bestehen Unterschiede in der wasserabweisenden Eigenschaft des Fells bei *Neomys* und *Sorex*.

CALDER (1969) untersuchte den Wärmeverlust in Wasser bei der Amerikanischen Wasserspitzmaus *Sorex palustris* und stellte fest, daß untergetauchte Spitzmäuse mit anhaftender Lufthülle nur halbsoviel Körperwärme verlieren wie Tiere, bei denen das Luftpolster abgestreift worden war. Der isolierende Effekt des Luftpolsters ist damit eindeutig nachgewiesen. CALDER (1969) untersuchte nun zum Vergleich auch zwei amerikanische Mäusearten (*Zapus princeps* und *Peromyscus maniculatus*) und fand dort ähnliche Verhältnisse; auch untergetauchte Mäuse behalten ein Luftpolster im Haarkleid zurück, welches die Wärmeleitung hindert. CALDER (1969) folgert daraus, die Ausbildung eines Luftpolsters bei der Wasserspitzmaus sei keine spezielle Adaptation an ihre aquatile Lebensweise. Gegen diese Schlußfolgerung sprechen zwei Argumente. Für die Untersuchung der Wärmeleitung tauchte CALDER (1969) frisch tote Tiere unter Wasser und maß über eine Thermosonde den Temperaturverlauf; während der ganzen Pro-

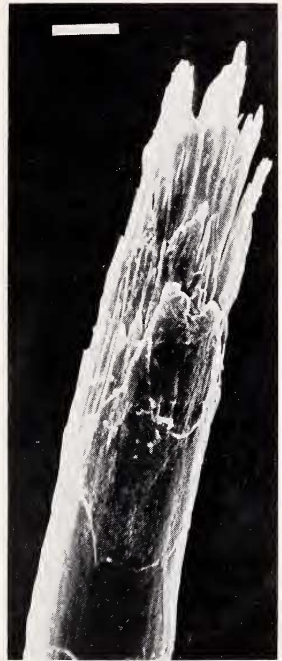


Abb. 9. Haar aus dem Schwanzkiel von *Neomys fodiens*, um die Abnutzung zu zeigen. (Balkenlänge 20 µm)

Tabelle 2

## Übersicht der morphologischen Anpassungen

Art	H-Profil	Verläng. Leit-haare	Schwimmborsten	Schwanzkiel	Schwimmhäute	Haftballen
<i>S. araneus</i>	+	—	—	—	—	—
<i>S. bendirii</i>	+	+	—	—	—	—
<i>S. palustris</i>	+	+	+	—	—	—
<i>N. fodiens</i>	+	+	+	+	—	—
<i>N. anomalus</i>	+	+	+	—	—	—
<i>C. himalayica</i>	+	+	+	—	—	—
<i>C. platycephala</i>	+	+	+	—	—	—
<i>N. elegans</i>	+	+	+	+	+	+

zedur befanden sich die Tiere also unbewegt unter Wasser. Wasserspitzmäuse bewegen sich aber im oft reißenden Wasser und behalten dennoch ein dauerhaftes Luftpolster im Haarkleid. Mäuse, die schwimmen, nassen dagegen schon nach wenigen Minuten durch. Weiterhin können wir jetzt nach unseren Studien sagen, daß das H-Profil in den Grannenhaaren bei *Sorex palustris* nur wenig modifiziert ist im Vergleich zu *Neomys*, *Chimarrogale* und *Nectogale* (Abb. 6 und 7). CALDER (1969) hat demnach eine wenig spezialisierte Wasserspitzmaus untersucht; es ist zu vermuten, daß die Werte für die Wärmeisolation des Fells einschließlich der Lufthülle bei den spezialisierteren Gattungen viel höher liegen. Unter Annahme dieser Hypothese lassen sich die komplexen Strukturen in den Grannenhaarrinnen als Teil einer Anpassung an aquatile Lebensweise erklären. Eine Vielzahl von Faktoren, von denen wir nur wenige untersucht haben, schützt die Wasserspitzmäuse vor Nässe und Kälte; dazu gehören Haardichte, Haarform, chemische Beschaffenheit und physikalische Eigenschaften der Haare und anderes mehr. Auch die verlängerten Leithaare können eine Funktion beim Wasserabweisen oder Luftzurückhalten innehaben. Eine Übersicht der auffälligsten morphologischen Veränderungen bei Wasserspitzmäusen (Tab. 2) zeigt klar, daß *Nectogale* am perfekten an das Wasserleben angepaßt ist, dann folgen *Chimarrogale*, *Neomys* und *Sorex*. In umgekehrter Reihenfolge nimmt die Anzahl der Schrägleisten in den Grannenhaarrinnen zu (Abb. 7); die Ausbildung des H-Profiles ist in gewissen Grenzen gattungsspezifisch und könnte zur Identifizierung von Haaren herangezogen werden. Die Komplizierung der Haarrinnenstrukturen geht also einher mit der Ausbildung zusätzlicher morphologischer Anpassungen, was als weiterer Hinweis auf die adaptive Funktion eben dieser Haarstrukturen betrachtet werden kann.

Die Phylogenie der Soricidae ist nur in groben Umrissen bekannt (REPENNING 1967). Die hier interessierenden Wasserspitzmäuse werden in zwei subfamiliäre Taxa gestellt: *Sorex (palustris und bendirii)* in die Soricini, *Neomys*, *Chimarrogale* und *Nectogale* in die Neomyini. Eine gemeinsame Abstammung von wasserspitzmausartigen Vorfahren ist bei den drei letztgenannten Gattungen deshalb nicht auszuschließen. Die wasserlebenden *Sorex* der Nearktis müssen dagegen als konvergent zu den paläarktischen Wasserspitzmäusen angesehen werden. Das gilt nicht nur für die grobmorphologische Übereinstimmung im Bau der Schwimmborsten, sondern auch für die Feinstruktur der Grannenhaarrinnen.

### Danksagung

Anregungen zu dieser Arbeit verdanken wir HERBERT APPELT, dessen „Fellstrukturuntersuchungen an Wasserspitzmäusen“ (1973) nicht nur damals für mich (R. H.), sondern inzwischen für eine Reihe von Kollegen Anlaß war, die Säugetierhaare wieder etwas näher zu betrachten. Herrn Prof. Dr. W. KLOFT danken wir für die Möglichkeit, am Rasterelektronenmikroskop zu arbeiten und Fräulein B. FREYTAG für ihre Hilfe bei der Herstellung der Aufnahmen. Fräulein I. HEISTER zeichnete die Abbildungen 4 und 7, Herr T. und Frau Y. YAMAMORI übersetzten die Arbeit von FUJIWARA. Für die Überlassung von Untersuchungsmaterial danken wir DONALD PATTIE, Toronto, Herrn Dr. SYDNEY ANDERSON, American Museum of Natural History, New York, und Frau Dr. FRIEDERIKE SPITZENBERGER, Naturhistorisches Museum Wien.

### Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit werden Feinstrukturen an Haaren von Wasserspitzmäusen der Gattungen *Sorex*, *Neomys*, *Chimarrogale* und *Nectogale* beschrieben. Dazu wurden Haare von 7 Arten licht- und elektronenmikroskopisch untersucht.

Bei allen Arten weisen die Grannen beiderseits Längsrinnen auf, deren Innenseite mit Cuticulaleisten ausgekleidet ist. Die Anzahl der Cuticulaleisten in einer Rinne wurde in Querschnitten ausgezählt. Ihre Zahl beträgt bei *Sorex araneus* 3,8, *S. bendirii* 5,4, *S. palustris* 5,8, *Neomys fodiens* 6,5, *N. anomalus* 6,5, *Chimarrogale himalayica* 12,3, *C. platycephala* 12,5 und *Nectogale elegans* 21,8. Die Unterschiede zwischen den Gattungen sind signifikant. Die Vermehrung der Schrägleisten bei den Wasserspitzmäusen gegenüber soricinen Landspitzmäusen wird als Anpassung gedeutet.

Die Schwimmborsten der Vorder- und Hinterfüße sind von Art zu Art verschieden gebaut; *Chimarrogale himalayica* und *C. platycephala* lassen sich daran unterscheiden.

## Literatur

- ANDERSON, J. (1877): Description of some new and little known Asiatic shrews in the Indian museum, Calcutta. J. Asiatic Soc. Bengal **46**, 261–283.
- APPELT, H. (1973): Fellstrukturuntersuchungen an Wasserspitzmäusen. Abh. u. Ber. Naturkundl. Mus., Mauritianum“ Altenburg **8**, 81–87.
- BANFIELD, A. W. F. (1974): The mammals of Canada. Toronto und Buffalo: Univ. Toronto Press. Reprint 1977.
- CALDER, W. A. (1969): Temperature relations and underwater endurance of the smallest homeothermic diver, the water shrew. Comp. Biochem. Physiol. **30**, 1075–1082.
- CONAWAY, C. H. (1952): Life history of the water shrew (*Sorex palustris navigator*). Amer. Midl. Naturalist **48**, 219–248.
- CORBET, G. B. (1978): The mammals of the Palaearctic region. London und Ithaca: Brit. Mus. (Nat. Hist.).
- ELLERMAN, J. R.; MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1966): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. 2<sup>nd</sup> ed. London: Trustees Brit. Mus. (Nat. Hist.).
- FUJIWARA, M. (1959): Notes on some habits of Japanese water-shrew, *Chimarrogale platycephala*. J. Mamm. Soc. Japan **1**, 48 (Jap.).
- HALL, E. R.; KELSON, K. R. (1959): The mammals of North America. Vol. I. New York: The Ronald Press Comp.
- HARRISON, J. L. (1958): *Chimarrogale bantu* a new water shrew from the Malay Peninsula, with a note on the genera *Chimarrogale* and *Crossogale* (Insectivora, Soricidae). Ann. Mag. nat. Hist. **13**, 282–290.
- HEIM DE BALSAC, H.; BOURLIÈRE, F. (1955): Ordre des Insectivores, Systématique. In: Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie. Tome XVII(2), 1653–1697. Ed. par GRASSE, P.-P. Paris: Masson.
- HUTTERER, R. (1980): Das Rhinarium von *Nectogale elegans* und anderen Wasserspitzmäusen (Mammalia, Insectivora). Z. Säugetierkunde **45**, 126–127.
- INGLES, L. G. (1965): Mammals of the Pacific States. Stanford: Stanford Univ. Press.
- JONES, G. S.; MUMFORD, R. E. (1971): *Chimarrogale* from Taiwan. J. Mammalogy **52**, 228–232.
- KAHMANN, H. (1955): Aus dem Leben der Wasserspitzmaus. Kosmos **48**, 263–269.
- KRAFT, R.; PLEYER, G. (1978): Zur Ernährungsbiologie der Europäischen Wasserspitzmaus, *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) an Fischteichen. Z. Säugetierkunde **43**, 321–330.
- MILNE-EDWARDS, H.; MILNE-EDWARDS, A. (1868–1874): Recherches pour servir à l'histoire des mammifères, comprenant des considérations sur la classification de ces animaux par M. H. Milne-Edwards, des observations sur l'hippopotame de Liberia et des études sur la faune de la Chine et du Tibet oriental. 4 Bd., 394 S. + 105 Taf., Paris. (*Nectogale*: 1872, S. 266, Taf. 39 + 39a).
- MITCHELL, R. M. (1977): Accounts of Nepalese mammals and analysis of the host-ectoparasite data by computer techniques. Dissertation Iowa State University, University Microfilms, Ann Arbor.
- NIETHAMMER, J. (1977): Ein syntopes Vorkommen der Wasserspitzmäuse *Neomys fodiens* und *N. anomalus*. Z. Säugetierkunde **42**, 1–6.
- (1978): Weitere Beobachtungen über syntope Wasserspitzmäuse der Arten *Neomys fodiens* und *N. anomalus*. Z. Säugetierkunde **43**, 313–321.
- PATTIE, D. (1969): Behavior of captive marsh shrews (*Sorex bendirii*) Murrelet **50**, 27–32.
- (1973): *Sorex bendirii*. Mammalian Species, No. 27, 1–2.
- REPENNING, C. A. (1967): Subfamilies and genera of the Soricidae. Geol. Survey Professional Paper 565, 74 S. Washington: United States Government Printing Office.
- SORENSEN, M. W. (1962): Some aspects of water shrew behavior. Amer. Midl. Naturalist **68**, 445–462.
- STOCKEM, W.; KOMNICK, H. (1970): Erfahrungen mit der Styrol-Methacrylat-Einbettung als Routinemethode für die Licht- und Elektronenmikroskopie. Mikroskopie **26**, 199.
- TATE, G. H. H. (1947): Mammals of Eastern Asia. New York: Macmillan.
- VAUGHAN, T. A. (1978): Mammalogy. Philadelphia, London, Toronto: W. B. Saunders Company.
- VOGEL, P.; KÖPCHEN, B. (1978): Besondere Haarstrukturen der Soricidae (Mammalia, Insectivora) und ihre taxonomische Deutung. Zoomorphologie **89**, 47–56.
- VOGEL, P.; BESANÇON, F. (1979): A propos de la position systématique des genres *Nectogale* et *Chimarrogale* (Mammalia, Insectivora). Revue suisse Zool. **86**, 335–338.

*Anschriften der Verfasser:* Dr. RAINER HUTTERER, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1; Dr. THOMAS HÜRTER, Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Forschungsstelle für Hirnkreislaufforschung, Osterheimerstraße 200, D-5000 Köln 91